10 月 October
2020, 63(10): 1242 - 1259

昆 虫 学 报
ACTA ENTOMOLOGICA SINICA

http: //www. insect. org. cn
doi: 10.16380/j. kcxb. 2020. 10. 010

茶园周边景观格局对茶小绿叶蝉种群遗传结构的影响

李金玉[1,2,3]，牛东升[1,2,3]，陈　杰[1,2,3]，尤士骏[1,2,3,*]，尤民生[1,2,3,*]

(1. 福建农林大学应用生态研究所，闽台作物有害生物生态防控国家重点实验室，福州 350002；
2. 福建农林大学，教育部害虫生态防控国际合作联合实验室，福州 350002；
3. 福建农林大学，农业部闽台作物有害生物综合治理重点实验室，福州 350002)

摘要：【目的】研究不同茶园茶小绿叶蝉 *Empoasca onukii* 种群的遗传分化和基因流格局，探究其种群遗传结构差异和扩散特点及其与茶园景观格局的关系。【方法】以福建省安溪县为研究区域，在运用 ArcMap10.5 和 R 软件包 raster 分析研究区域景观组成和结构的基础上，选取周边景观格局不同的 18 个茶园采集茶小绿叶蝉(530 个个体)，基于 23 个微卫星位点对这些个体进行 PCR 扩增和基因型测定，采用 ARLEQUIN 3.5.2，FSTAT 2.9.3 和 R 软件包 adegenet 2.0.0 分析其遗传多样性和遗传分化情况；采用 STRUCTURE 2.3.4 和 R 软件包 adegenet 2.0.0 中的 DAPC 程序分析其种群遗传分化；利用 BAYESASS 3.0.4 估算种群间最近几代的迁移率；同时利用景观遗传学的统计方法 Mantel、距离矩阵多元回归模型(MRM)和一般线性模型(GLMM)将茶小绿叶蝉种群遗传分化与景观组成和景观结构的空间数据进行关联分析。【结果】供试 18 个茶小绿叶蝉种群的 23 个微卫星位点的等位基因数为 9 ~ 52，等位基因丰富度(A_R)为 3.686 ~ 4.397，基因多样性(D_{IV})为 0.676 ~ 0.734，期望杂合度(*He*)为 0.659 ~ 0.729。聚类分析显示，有大量森林生境的西北部 5 个相邻样点的种群组成一个类群，有大量居民点和其他作物田分布的东北部的 5 个相邻样点的种群分为两个类群，而集约化种植模式明显的南部样点的种群也分成两个类群。两两种群间的 Nei 氏遗传距离为 0.042 ~ 0.984，Provesti 氏遗传距离为 0.207 ~ 0.650，遗传分化指数 F_{ST} 为 0.002 ~ 0.222。BAYESASS 分析显示，种群间的现时基因流(*Nm*)相对较低，介于 0.007 ~ 0.180，而在种群内部的基因流介于0.674 ~ 0.854。在此基础上，Mantel 和距离矩阵多元回归模型分析显示，地理距离和采样点周围1 000 m范围内草地面积占比是与茶小绿叶蝉种群遗传分化有关的两个关键因子；一般线性模型分析进一步证实茶小绿叶蝉种群遗传分化与这两个关键因子线性关系显著，茶小绿叶蝉种群遗传多样性与采样点周围半径 1 000 m 范围内草地面积占比线性关系显著。【结论】结果说明研究区域内茶小绿叶蝉种群形成了明显的遗传分化结构和地理距离隔离格局，异地种群间现时基因交流受限明显，因此推测茶小绿叶蝉其自主扩散能力比较有限，不具有远距离迁飞的习性。茶园周围 1 000 m 范围内草地生境对茶小绿叶蝉种群的遗传多样性具有积极作用，茶园周边景观组成和尺度范围可能通过影响茶小绿叶蝉种群的扩散和定殖过程而与其种群遗传结构相关联。

关键词：茶小绿叶蝉；茶园；景观格局；遗传结构；基因流；害虫可持续治理

中图分类号：Q968　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2020)10-1242-18

Effects of landscape pattern around tea plantation on the population genetic structure of the tea green leafhopper, *Empoasca onukii* (Hemiptera: Cicadellidae)

基金项目：国家重点研发项目(2019YFD1002100，2016YFE0102100)；福建省发改委农业“五新”工程项目(闽发改农业[2017]410 号)
作者简介：李金玉，女，1985 年 7 月生，福建龙岩人，博士研究生，研究方向为昆虫生态与害虫综合治理，E-mail：babyfish1985@163.com
* 通讯作者 Corresponding authors，E-mail：msyou@fafu.edu.cn；sjyou@fafu.edu.cn
收稿日期 Received：2020-04-12；接受日期 Accepted：2020-08-28

LI Jin-Yu[1,2,3], NIU Dong-Sheng[1,2,3], CHEN Jie[1,2,3], YOU Shi-Jun[1,2,3,*], YOU Min-Sheng[1,2,3,*]
(1. State Key Laboratory of Ecological Pest Control for Fujian and Taiwan Crops, Institute of Applied Ecology, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 2. Joint International Research Laboratory of Ecological Pest Control, Ministry of Education, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 3. Key Laboratory of Integrated Pest Management for Fujian-Taiwan Crops, Ministry of Agriculture, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract: 【Aim】This study aims to analyze the patterns of genetic differentiation and gene flow among different populations of the tea green leafhopper, *Empoasca onukii*, in different tea plantations, and to investigate the genetic structure difference and dispersion characteristics of *E. onukii* populations and their relationship with the landscape pattern around tea plantation. 【Methods】A total of 530 *E. onukii* samples were collected from 18 tea plantations in Anxi County, Fujian Province, southeastern China. ArcMap 10.5 and raster of R package were used to analyze the landscape composition and configuration around each studied tea plantation. *E. onukii* samples were then individually amplified and individually genotyped at 23 microsatellite loci. The genetic diversity and genetic differentiation of *E. onukii* populations were measured using ARLEQUIN 3.5.2, FSTAT 2.9.3 and R package adegenet 2.0.0. Population genetic differentiation was analyzed using both STRUCTURE 2.3.4 and DAPC in R package adegenet 2.0.0. BAYESASS 3.0.4 was used to estimate the dispersal rates over the last few generations among populations. Meanwhile the correlation between the genetic differentiation of *E. onukii* populations and the spatial data of landscape composition and landscape configuration was analyzed by using Mantel tests, multiple regression on distance matrices (MRM) and generalized linear mixed models (GLMM). 【Results】All the 23 microsatellite loci in 18 *E. onukii* populations were polymorphic, with alleles varying from 9 to 52, the allelic richness (A_R) from 3.686 to 4.397, the gene diversity (D_{IV}) from 0.676 to 0.734, and the expected heterozygosity (*He*) from 0.659 to 0.729. Cluster analysis showed that the populations of five sampling sites from the tea plantations surrounded by woodland habitats in the northwestern Anxi clustered into one distinct cluster, the populations of five sampling sites from the tea plantations surrounded by residential areas and croplands in the northeastern Anxi formed two separate clusters, and the populations of sampling sites from the intensified tea plantations in the southern Anxi formed two clusters. The Nei's distance between two populations ranged from 0.042 to 0.984, Provesti's genetic distance from 0.207 to 0.650, and the pairwise F_{ST} value from 0.002 to 0.222. BAYESASS analysis showed fairly low gene flow (*Nm*) (0.007 – 0.180) among populations, and the gene flow within population ranged from 0.674 to 0.854. The Mantel tests and MRM model demonstrated that geographical distance and the area percentage of grassland in the circular sector of 1 000 m radius around sampling site were two key factors in shaping genetic patterns of *E. onukii* populations. GLMM further confirmed a significant linear relationship between the genetic differentiation of *E. onukii* populations and these two key factors, and also between genetic diversity of *E. onukii* populations and the area percentage of grassland in the circular sector of 1 000 m radius around sampling site. 【Conclusion】The results provide direct evidence for significant population genetic differentiation and isolation by distance in *E. onukii*, and suggest that limited recent gene flow has occurred among populations sampled from different sites. These findings support the idea that *E. onukii* may have limited dispersal capacity and is unlikely to naturally undergo long-distance migration. The grassland habitat adjacent to tea plantation at the spatial scale of 1 000 m has positive effects on the genetic diversity of *E. onukii* populations. The landscape composition and scale around tea plantations may be related to the genetic structure of *E. onukii* by affecting the dispersal and colonization of *E. onukii* populations.

Key words: *Empoasca onukii*; tea plantation; landscape pattern; genetic structure; gene flow; sustainable pest management

由于茶树为多年生常绿木本植物，传统茶园中的生物群落结构通常比其他作物生态系统的群落结构复杂，并且在相当长的时间内可以保持动态平衡（陈李林等，2019）。近年来，随着茶树种植面积的持续增加，茶树栽培制度也发生了变化，越来越多地采用集约化经营和单一化种植的模式，导致茶园及其周围的景观环境也逐渐趋于简单化，容易引发茶园病虫害的流行和扩散（李乐，2012；周宁宁，2014；陈李林等，2019）。与此同时，大量使用化肥和农药致使茶园生态平衡日益遭到破坏，引起有害生物特别是刺吸式害虫的发生危害不断加重。

茶小绿叶蝉 *Empoasca onukii* 是茶园中分布最广，为害持续时间最长，造成损失也最大的头号害虫，在我国可造成减产 10% ~15%，严重时减产 50%以上（Chen *et al*., 2019）。有学者提出茶小绿叶蝉是在 20 世纪 60 年代侵入茶园后迅速上升为我国茶园害虫区系中的头号害虫（陈宗懋，1979），并普遍认为这可能与茶园景观环境的简单化过程以及化肥、农药施用水平的变化有关（李乐，2012；周宁宁，2014；Chen *et al*., 2019）。因此，在周边景观格局分布不同的茶园中对茶小绿叶蝉种群结构差异和扩散特点进行研究有助于理解其发生机制，进而为茶园景观合理布局和开展可持续害虫治理提供重要的信息。

近 20 年来，得益于分子技术和地理空间分析的快速发展，分子水平上的微观分析手段与景观生态学的宏观统计工具相结合，对于连接景观环境与生物种群结构、适应性和迁移扩散过程提供很大的帮助（Storfer *et al*., 2007）。一些学者利用 RAPD、线粒体基因序列和微卫星分子标记对茶小绿叶蝉不同地理种群进行了分析（李乐，2012；Fu *et al*., 2014；周宁宁，2014；Zhang *et al*., 2016，2019）。这些研究的重点大多用于解析不同种群的亲缘关系和确认是否属于相同的优势种，较少通过基因流的估算和基因流格局的分析以获得其种群迁移、扩散相关的信息，也没有将这些遗传结构、基因流和扩散信息与茶园景观环境相关联，并用于阐明茶小绿叶蝉在不同茶园景观环境中的种群分布和扩散特点。本研究以福建省安溪县为研究区域，选取了周边景观结构和组成不同的 18 个茶园采集茶小绿叶蝉，基于 23 个微卫星分子标记对这些茶小绿叶蝉种群进行了遗传结构和基因流格局的分析，探究在周边景观格局不同的茶园中茶小绿叶蝉的种群结构差异和扩散特点，为阐明其灾变机理、优化茶园景观合理布局方案和害虫可持续治理提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域选择和样本采集

选择福建省安溪县作为研究区域，县域范围 117°36′~118°17′E，24°50′~25°26′N，全县总面积 3 057.28 km^2（税伟等，2017）。区域内地势从西北向东南倾斜，西北部山峰林立，东南部地势相对平缓，以丘陵山地为主。茶园在全县区域内均有分布，但由于明显的地势地貌差异，不同乡镇的种植模式有明显差异：在位于南部的西坪等乡镇，主要采用单一化和集约化的种植模式，在茶园周围少见自然和半自然生境或其他作物田；在位于西北部的桃舟和福田等乡镇，茶园大都分布于高海拔的山坡上，周围经常会有森林等自然和半自然生境分布；而在位于东部的蓬莱和湖头等乡镇，种植模式则会更多样化，茶园周围经常会有其他多种作物田的分布（税伟等，2017）（表 1）。

基于以上信息，在研究区域内选取了周边景观格局不同的 18 个茶园（其中茶树有多年树龄）进行研究（表 1），避开选择新建茶园以避免近期茶苗移植对分析的影响。2018 年 8 月，在选定的每个茶园中，随机选择位于其中央的 5 ~10 个点（彼此间隔 20 ~100 m），用扫网法采集至少 50 头茶小绿叶蝉成虫。本研究将来自同一样点的个体作为一个种群用于后续的研究和分析。

1.2 微卫星位点基因型检测

本研究使用天根生化科技（北京）有限公司的微量样品基因组提取试剂盒，对单头茶小绿叶蝉进行基因组 DNA 的提取。为了保证样品种类的一致性，分析个体在基因组提取之前首先进行初步形态学鉴定（Qin *et al*., 2015），并参照 Demichelis 等（2010）的 COI 基因引物以及 PCR 反应体系和条件对每份基因组样品进行扩增，将产物序列（经 ABI 3730XL 测序成功）与 NCBI 中茶小绿叶蝉 *Empoasca onukii* 的线粒体全长序列（Liu *et al*., 2017）进行比对，仅保留可以比对上的样品用于后续微卫星位点的扩增和分析。

本研究选取 23 个微卫星位点作为分子标记研究茶小绿叶蝉种群遗传变异，引物序列信息参照 Zhang 等（2016）和李倩等（2016）（表 2）。PCR 扩增采用天根生化科技（北京）有限公司的多重 PCR 扩增试剂盒（KT109），将 4 ~6 对引物组合在同一个体

表 1 福建省安溪县茶小绿叶蝉采样点信息

Table 1 Information of sampling sites of *Empoasca onukii* in Anxi County, Fujian Province, southeasterm China

种群 Population	样本采集地 Sampling site	经纬度 Longitude and latitude	海拔(m) Altitude	采集日期(年.月) Collection date (year. month)
FX	湖上 Hushang	25.25°N, 118.00°E	530	2018.8
MB	蓬莱 Penglai	25.14°N, 118.11°E	136	2018.8
SL	金谷 Jingu	25.21°N, 118.10E	189	2018.8
SG	白濑 Bailai	25.26°N, 118.05°E	439	2018.8
HL	尚卿 Shangqing	25.18°N, 117.98°E	785	2018.8
XH	祥华 Xianghua	25.18°N, 117.77°E	857	2018.8
HM	长坑 Changkeng	25.18°N, 117.84°E	695	2018.8
WZ	蓝田 Lantian	25.09°N, 117.88°E	502	2018.8
HZ	感德 Gande	25.27°N, 117.85°E	542	2018.8
XG	桃舟 Taozhou	25.31°N, 117.81°E	925	2018.8
JD	剑斗 Jiandou	25.32°N, 117.95°E	300	2018.8
FQ	福田 Futian	25.26°N, 117.65°E	540	2018.8
JB	虎邱 Huqiu	25.02°N, 118.00°E	286	2018.8
YY	西坪 Xiping	25.01°N, 117.94°E	607	2018.8
LT	芦田 Lutian	25.03°N, 117.89°E	502	2018.8
MS	大坪 Daping	24.93°N, 117.96°E	963	2018.8
XD	龙门 Longmen	24.93°N, 118.02°E	710	2018.8
JY	龙涓 Longjuan	24.96°N, 117.79oE	565	2018.8

表 2 本研究中所用的 23 个微卫星位点的引物信息

Table 2 Primer information of 23 microsatellite loci in this study

位点 Loci	重复碱基 Repeat motif	引物序列 (5′–3′) Primer sequence	产物大小(bp) Product size	荧光标记 Florescent marker	参考文献 References
Eo-1-57	$(AC)_6$	F：TACTCACCGCTCGTCTATC R：CACTTTTATTTTCGGCTCT	93 – 105	5′-TAMRA	Zhang *et al.*, 2016
Eo-37	$(AG)_6$	F：GTTTTGGGTATGATTAG R：CCAGTGAGGAAAGGAG	159 – 169	5′-HEX	Zhang *et al.*, 2016
Eo-E-12	$(GT)_{14}$	F：GCAAGCCGTTAGCATAGT R：AACACCGCATTTCATACA	123 – 165	5′-TAMRA	Zhang *et al.*, 2016
Eo-1-5	$(GTT)_4$	F：CCGAAGAAGTCCAAGATAA R：CGAGGAGGAGGCTAAAG	121 – 145	5′6-FAM	Zhang *et al.*, 2016
Eo-1-61	$(CA)_4 \cdots (CA)_4$	F：CGGCATTCATTATCTC R：CACACAACTCACTCGCT	84 – 106	5′-HEX	Zhang *et al.*, 2016
Eo-1-52	$(AC)_{12}$	F：GCCGTGTGTAATGGTATCC R：GACGCCTAGCAATGTT	197 – 217	5′-HEX	Zhang *et al.*, 2016
EVMS10	$(AAT)_5$	F：GGTTTGAATGGGCTCAGATT R：CCTAGGAAAGCGTGGTCAAG	145	5′-TAMRA	李倩等, 2016
EVMS01	$(CT)_7$	F：AACACATCACATGCGACCAT R：CCTAAATGTAACCATTCACCTGC	278	5′-TAMRA	李倩等, 2016
EVMS02	$(GCT)_5$	F：GATGGAGAAGGAATGTTCGC R：GTCCAGAAAGGATGAACGGA	213	5′6-FAM	李倩等, 2016
Eo-36	$(AG)_9$	F：CCAGACAGCGAAGTGAAT R：GGTACCCGAAGGAAGGAT	265 – 295	5′-ROX	Zhang *et al.*, 2016

续表 2 Table 2 continued

位点 Loci	重复碱基 Repeat motif	引物序列 (5′-3′) Primer sequence	产物大小(bp) Product size	荧光标记 Florescent marker	参考文献 References
Eo-70	$(AC)_9C(CA)_{12}$	F: CAGGAGCAGGACAAGAG R: GCACATAAGCCTAAACAGAC	211-257	5′-TAMRA	Zhang *et al*., 2016
EVMS05	$(TAA)_5$	F: GATTTTTGGGCTCCTGTCAA R: CATGTATTATTAGACTTGGTCAAGCA	158	5′-HEX	李倩等, 2016
EVMS06	$(TGA)_5$	F: CTTCGAGTCCGCTTTGAAAC R: TGCTCATGCGTAATTGCTTC	108	5′6-FAM	李倩等, 2016
Eo-29	$(TC)_6$	F: CCAGTGAGGAAAGGAGGA R: GGGTATGATTAGCGGTGT	154-168	5′6-FAM	Zhang *et al*., 2016
Eo-51	$(CT)_{11}GT(CT)_4$	F: TCGCTCCACTCTACCACT R: CTAAAACTAACAAATCCACCT	194-220	5′-ROX	Zhang *et al*., 2016
Eo-9	$(TC)_6$	F: GCGATAAGCAAGGTAAGC R: AGGAGTCGGGAGTCTGTT	96-128	5′6-FAM	Zhang *et al*., 2016
Eo-1-65	$(CA)_4$	F: TAACAGATGAGGGTAGGAAT R: CTTTAGAAATGGCAAGACAG	208-228	5′-HEX	Zhang *et al*., 2016
Eo-1-82	$(GT)_{14}$	F: TGACAGCCATAAACACCG R: CGTAGACCAGATGACCCTC	274-304	5′-ROX	Zhang *et al*., 2016
Eo-20	$(GA)_9$	F: CTGTCACTTGCCAATAACTCT R: CAACCACCTCACTCCCTCT	125-155	5′-ROX	Zhang *et al*., 2016
Eo-54	$(GA)_8$	F: CTGTTCGCAGTTCACATCATTC R: GACCCGCTACGCTTACCTATT	403-443	5′6-FAM	Zhang *et al*., 2016
Eo-68	$(AG)_4GG(AG)_3$	F: TAGGGGTTCGACAGACTTG R: GAGGTGAGGTTGGGATTTG	154-192	5′-TAMRA	Zhang *et al*., 2016
Eo-83	$(AG)_6$	F: GAGTCTGTTCGGTTTGATGT R: CAAGCGATAAGCAAGGTAAG	84-108	5′-ROX	Zhang *et al*., 2016
Eo-42	$(GA)_8$	F: GGACAATGAAAATTCGAGGACGG R: GGCAATCGGCAACAACAAAC	117-141	5′-HEX	Zhang *et al*., 2016

系中进行扩增,反应体系和条件参照其使用说明。PCR 产物经电泳检测后,利用 ABI 3730XL 测序仪(Applied Biosystems)结合 GENEMAPPER 3.2 软件(Applied Biosystems)分析确定其中对应位点的片段长度和识别片段基因型,利用 Micro-Checker(Van Oosterhout *et al*., 2004)检测是否存在因为无效等位基因和滑移导致的位点读取错误的问题。最终,我们获得了来自安溪县 18 个样点的 530 个个体的微卫星基因型数据用于后续种群分析。

1.3 景观格局分析

为了定量化解析茶园周边景观格局特征与茶小绿叶蝉种群遗传信息之间的相关性,从地理数据云平台(http://www.gscloud.cn/)下载获取了 2018 年国家标准土地利用类型分类(land cover)原始影像图,其分辨率大约为 30 m,包括了 6 大类国家标准的土地利用类型分类。在该影像图的基础上,结合谷歌地球(Google Earth)的投影影像和采样实地考察的照片资料,把研究区域内茶园单独勾绘出来,构建了包含茶园、林地、草地、耕地、水域、建筑和未利用(裸地、岩石等)7 个土地利用类型的矢量影像资料。利用该矢量数据,我们对研究区域的景观组成和结构进行了分析。

使用 ArcMap10.5 分别生成统计了各采样点周围半径 500, 1 000, 1 500, 2 000 和 2 500 m 内各类土地利用类型的面积占比(分析中将水域、建筑和未利用合并为一个无植被的土地利用类型统计),使用 R(R Core Team, 2018)中的 *cor* 函数对 25 个表示景观组成的变量进行了相关性检验,只保留没有明显共线性关系($r<0.8$)的 11 个景观组成因子(表 3)。同时,使用 R 软件包 raster(Hijmans and van Etten, 2016)将景观空间数据转化生成阻力距离曲面的栅格数据,以表示不同土地利用类型对茶小绿叶蝉扩散的阻力大小(Chen *et al*., 2019),分析获得代表景观结构的因子(表3)。此外,使用手持

表 3　本研究中所用的景观环境变量信息

Table 3　Landscape and environmental variables used in this study

变量 Variable	变量描述 Description of variable	类别及意义 Category
geo	地理距离 Geographical distance	地理距离 Geographical distance
500m_Tea plantation	采样点周围半径 500 m 内茶园面积占比 Area percentage of tea plantations in the circular sector of 500 m radius around sampling site	景观组成 Landscape composition
500m_Cropland	采样点周围半径 500 m 内耕地面积占比 Area percentage of cropland in the circular sector of 500 m radius around sampling site	景观组成 Landscape composition
500m_Grassland	采样点周围半径 500 m 内草地面积占比 Area percentage of grassland in the circular sector of 500 m radius around sampling site	景观组成 Landscape composition
500m_Woodland	采样点周围半径 500 m 内森林面积占比 Area percentage of woodland in the circular sector of 500 m radius around sampling site	景观组成 Landscape composition
1000m_Grassland	采样点周围半径 1 000 m 内草地面积占比 Area percentage of grassland in the circular sector of 1 000 m radius around sampling site	景观组成 Landscape composition
1500m_Woodland	采样点周围半径 1 500 m 内森林面积占比 Area percentage of woodland in the circular sector of 1 500 m radius around sampling site	景观组成 Landscape composition
2500m_Tea plantation	采样点周围半径 2 500 m 内茶园面积占比 Area percentage of tea plantations in the circular sector of 2 500 m radius around sampling site	景观组成 Landscape composition
2500m_noveg	采样点周围半径 2 500 m 内无植被覆盖土地面积占比 Area percentage of artificial and open spaces without vegetation in the circular sector of 2 500 m radius around sampling site	景观组成 Landscape composition
2500m_Cropland	采样点周围半径 2 500 m 内耕地面积占比 Area percentage of cropland in the circular sector of 2 500 m radius around sampling site	景观组成 Landscape composition
2500m_Grassland	采样点周围半径 2 500 m 内草地面积占比 Area percentage of grassland in the circular sector of 2 500 m radius around sampling site	景观组成 Landscape composition
2500m_Woodland	采样点周围半径 2 500 m 内森林面积占比 Area percentage of woodland in the circular sector of 2 500 m radius around sampling site	景观组成 Landscape composition
elevation	海拔 Elevation	海拔 Elevation
LCOV1	通过赋予超低阻力值 0.1(茶园)，低阻力值 1(森林、杂草地)，中阻力值 10(作物田)，高阻力值 100(裸地、水域、居民点)而形成的阻力界面 Resistance surface generated by assigning the lowest resistance (0.1) to tea plantations, low resistance (1) to forest and seminatural areas, intermediate resistance (10) to agricultural areas, and high resistance (100) to open spaces, water area and residential area	景观结构 Landscape configuration
LCOV2	通过赋予超低阻力值 0.01(茶园)，低阻力值 1(森林、杂草地)，中阻力值 100(作物田)，高阻力值 1 000(裸地、水域、居民点)而形成的阻力界面 Resistance surface generated by assigning the lowest resistance (0.01) to tea plantations, low resistance (1) to forest and seminatural areas, intermediate resistance (100) to agricultural areas, and high resistance (1 000) to open spaces, water area and residential area	景观结构 Landscape configuration
LCOV3	通过赋予超低阻力值 0.01(茶园)，低阻力值 1(森林、杂草地)，中阻力值 100(作物田)，高阻力值 10 000(裸地、水域、居民点)而形成的阻力界面 Resistance surface generated by assigning the lowest resistance (0.01) to tea plantations, low resistance (1) to forest and seminatural areas, intermediate resistance (100) to agricultural areas, and high resistance (10 000) to open spaces, water area and residential area	景观结构 Landscape configuration

GPS(Garmin GPSMAP® 60CS)定位各采样点海拔高度和经纬度坐标(表 1)，并基于经纬度信息使用 R 软件包 geosphere 1.5-10(Hijmans *et al.*, 2017)计算采样点间地理距离，从而获得海拔和地理距离的

因子(表 3)。

1.4 种群遗传多样性分析

利用 ARLEQUIN 3.5.2(Excoffier and Lischer, 2010)计算各种群期望杂合度(expected heterozygosity, *He*)和观察杂合度(observed heterozygosity, *Ho*),用 FSTAT 2.9.3(Goudet, 2001)计算各种群的基因多样性(gene diversity, D_{IV})和等位基因丰富度(allelic richness, A_R)等遗传多样性参数。

1.5 种群遗传结构分析

使用 STRUCTURE 2.3.4(Pritchard *et al.*, 2000)对 18 个种群进行贝叶斯聚类分析。选择 R 软件包 adegenet 2.0.0(Jombart, 2008)中不基于模型假设的 DAPC(discriminant analysis of principal components)(Jombart *et al.*, 2010)程序解析个体之间的遗传关系。

1.6 种群遗传分化分析

利用 R 软件包 adegenet 2.0.0 中的 *dist. genpop* 函数计算种群间的遗传距离,包括 Nei 氏遗传距离(Nei's genetic distance)(Nei, 1972, 1978)和 Provesti 氏遗传距离(Provesti's genetic distance),并用 ARLEQUIN 3.5.2(Excoffier and Lischer, 2010)计算种群的遗传分化指数(pairwise F_{ST})和显著性检验 *P* 值。

1.7 种群基因流格局分析

使用 BAYESASS 3.0.4(Wilson and Rannala, 2003)估算样点之间茶小绿叶蝉种群最近几代的迁移率(*m*),即每个世代中迁移个体在种群中所占的比例。设置程序运行 10 次,每次进行 20 000 000 次重复的 MCMC 搜索(MCMC interaction),舍弃最初的 2 000 000 次重复的数据,每隔 100 次采样一次以确保 *m* 值的可靠、准确。

1.8 茶园周边景观格局与茶小绿叶蝉种群遗传的相关性分析

以 11 个景观组成因子和 3 个景观结构因子以及海拔(elevation)和地理距离(geo)(表 3)为解释变量(explanatory variable),使用 R 软件包 ecodist (Goslee and Urban, 2007)分析其与茶小绿叶蝉种群的 Provesti 氏遗传距离、Nei 氏遗传距离和遗传分化指数之间的 Mantel 相关性。

以 16 个景观环境因子(表 3)为解释变量,以 Provesti 氏遗传距离、Nei 氏遗传距离和遗传分化值为响应变量(response variable),使用 R 软件包 ecodist 的 *MRM* 函数进行距离矩阵多元回归(multiple regression on distance matrices, MRM)分析(Wang, 2013),以进一步确认与研究区域内茶小绿叶蝉种群 Provesti 氏遗传距离、Nei 氏遗传距离和遗传分化指数有关的景观环境因子。

使用 R 软件包 stats 的一般线性模型(generalized linear mixed model, GLMM)分析采样点周围半径 1 000 m 范围内的草地面积占比(1000m_Grassland)和地理距离(geo)与茶小绿叶蝉种群 Provesti 氏遗传距离、Nei 氏遗传距离和遗传分化指数的线性关系,并分析各样点 1000m_Grassland 值与茶小绿叶蝉种群遗传多样性(D_{IV}, A_R, *He*, *Ho*)的线性关系。

2 结果

2.1 种群遗传多样性

23 个微卫星位点在 18 个种群中均表现出多态性,等位基因数量从 9(Eo-1-57)到 52(Eo-51)不等;等位基因丰富度(A_R)介于 3.686(FQ)和 4.397(HL)之间,平均值为 4.5195;基因多样性(D_{IV})介于 0.676(FX)和 0.734(HL),平均值为 0.7081;期望杂合度(*He*)介于 0.659(FQ)和 0.729(HL),平均值为 0.7567(表 4),位于安溪县西部和北部样点的茶小绿叶蝉种群(如 FQ, XG, HZ 等)表现出较低的遗传多样性水平。

2.2 种群遗传结构

STRUCTURE 软件推断的 *K* 的最大可能值是 2,表明研究区域内茶小绿叶蝉种群可以划分为两个遗传类群(cluster):一个类群包括安溪县北部 10 个样点的种群,另一个类群包括安溪县南部 8 个样点的种群(图 1: A, F)。在此基础上,$K = 3 \sim 6$ 时,安溪县茶小绿叶蝉种群遗传分化格局比较明显(图 1),大体上为位于安溪县西北部 5 个相邻样点(FQ, XG, HZ, XH 和 HM)的茶小绿叶蝉种群组成一个类群,分别位于北部和中部的 JD 和 WZ 种群各自单独成一个类群,位于东部的 5 个相邻样点的种群(FX, SG, HL, SL 和 MB)组成一个类群,位于南部的 3 个相邻样点的种群(LT, YY 和 MS)组成一个类群,同样位于南部的另外 3 个不相邻样点的种群(JY, JB 和 XD)组成一个类群。结合安溪县土地利用分类图来看,位于东部的 5 个样点(FX, SG, HL, SL 和 MB)以及 FQ 和 WZ 周围的茶叶种植较少,有较多的其他土地利用类型的分布,与其他样点之间处于相对隔离的状态(即与其他样点间没有适宜生

表 4　福建安溪茶小绿叶蝉种群的遗传多样性

Table 4　Genetic diversity of *Empoasca onukii* populations in Anxi, Fujian

种群 Population	个体数 Number of individuals	平均等位基因数 Average number of alleles	基因多样性 Gene diversity D_{IV}	等位基因丰富度 Allelic richness A_R	期望杂合度 Expected heterozygosity *He*
FX	32	10.217	0.676	4.054	0.672
MB	24	9.522	0.716	4.269	0.710
SL	32	9.087	0.682	4.010	0.678
SG	32	10.174	0.712	4.187	0.708
HL	32	11.000	0.734	4.397	0.729
XH	32	10.522	0.705	4.272	0.701
HM	32	10.435	0.714	4.256	0.709
WZ	21	8.739	0.711	4.116	0.704
HZ	32	10.783	0.723	4.240	0.718
XG	32	10.565	0.702	4.230	0.697
JD	32	10.435	0.698	4.178	0.694
FQ	5	4.000	0.693	3.686	0.659
JB	32	10.043	0.709	4.137	0.704
YY	32	11.478	0.733	4.374	0.728
LT	32	10.783	0.720	4.305	0.716
MS	32	10.522	0.709	4.190	0.705
XD	32	9.913	0.703	4.077	0.698
JY	32	9.304	0.706	4.021	0.701

种群信息见表 1，下同。For population information, see Table 1. The same below.

境茶园的连接）。据此，我们推测周边景观格局不同的茶园中的茶小绿叶蝉种群遗传结构和基因交流模式可能存在差异。

不基于模型假设的 DAPC 分析将安溪县 18 个茶小绿叶蝉种群划分为 4 个类群（图 2）：JY，XD 和 JB 为一个类群，FX，XG 和 XH 为一个类群，FQ，MB，WZ，JD 和 HZ 为一个类群，YY，MS，LT，SG 和 SL 为一个类群。总体上仍然是南北种群分化明显。

2.3　种群遗传分化

两个不同种群间的 Nei 氏遗传距离为 0.042（MS-LT）~0.984（SL-FQ），Provesti 氏遗传距离为 0.207（MS-LT）~0.650（SL-FQ）（表 5）。遗传分化指数为 0.002（MS-LT）~0.222（SL-FQ），大部分均达到了统计学上的显著性水平（$P<0.05$）（表 6）。根据 Wright 等（1978）提出的标准（$0<F_{ST}<0.05$，种群间分化很弱；$0.05<F_{ST}<0.15$，中等分化；$0.15<F_{ST}<0.25$，分化大；$F_{ST}>0.25$，分化极大），基于种群遗传距离和遗传分化指数，大部分茶小绿叶蝉种群的遗传分化表现出中等到较高的水平。FQ 与其他种群的群遗传分化较大，HM，SL，SG，MS，LT 和 YY 种群间遗传分化也比较大。

2.4　种群基因流格局

BAYESASS 的多次单独运行获得了较为一致的结果，在检测的 306 对异地种群间，大部分种群间的现时基因流（*Nm*）很小，介于 0.007 ~0.010 之间（228 对），其余 70 对介于 0.010 ~0.097 之间，8 对介于 0.108 ~0.180 之间；而在种群内部个体之间基因流基本都很大，介于 0.674 ~0.854 之间（表 7）。说明茶小绿叶蝉异地种群之间的现时基因交流可能受限，其现时基因流主要发生在种群内部个体之间。

2.5　茶园周边景观格局与茶小绿叶蝉种群遗传变异的相关性

Simple Mantel 分析显示地理距离（geo）与 Provesti 氏遗传距离（$r=0.2938$，$P=0.0088$）、Nei 氏遗传距离（$r=0.2015$，$P=0.0455$）以及遗传分化指数（$r=0.2052$，$P=0.0301$）之间均存在显著的相关性（表 8）。在排除了地理距离（geo）的影响后，Partial Mantel 分析显示，11 个景观组成因子均与 Provesti 氏遗传距离、Nei 氏遗传距离和遗传分化指数显著相关，而海拔（elevation）和与景观结构有关的所有因子均没有检测到与 Provesti 氏遗传距离、Nei 氏遗传距离和遗传分化指数有显著相关性。

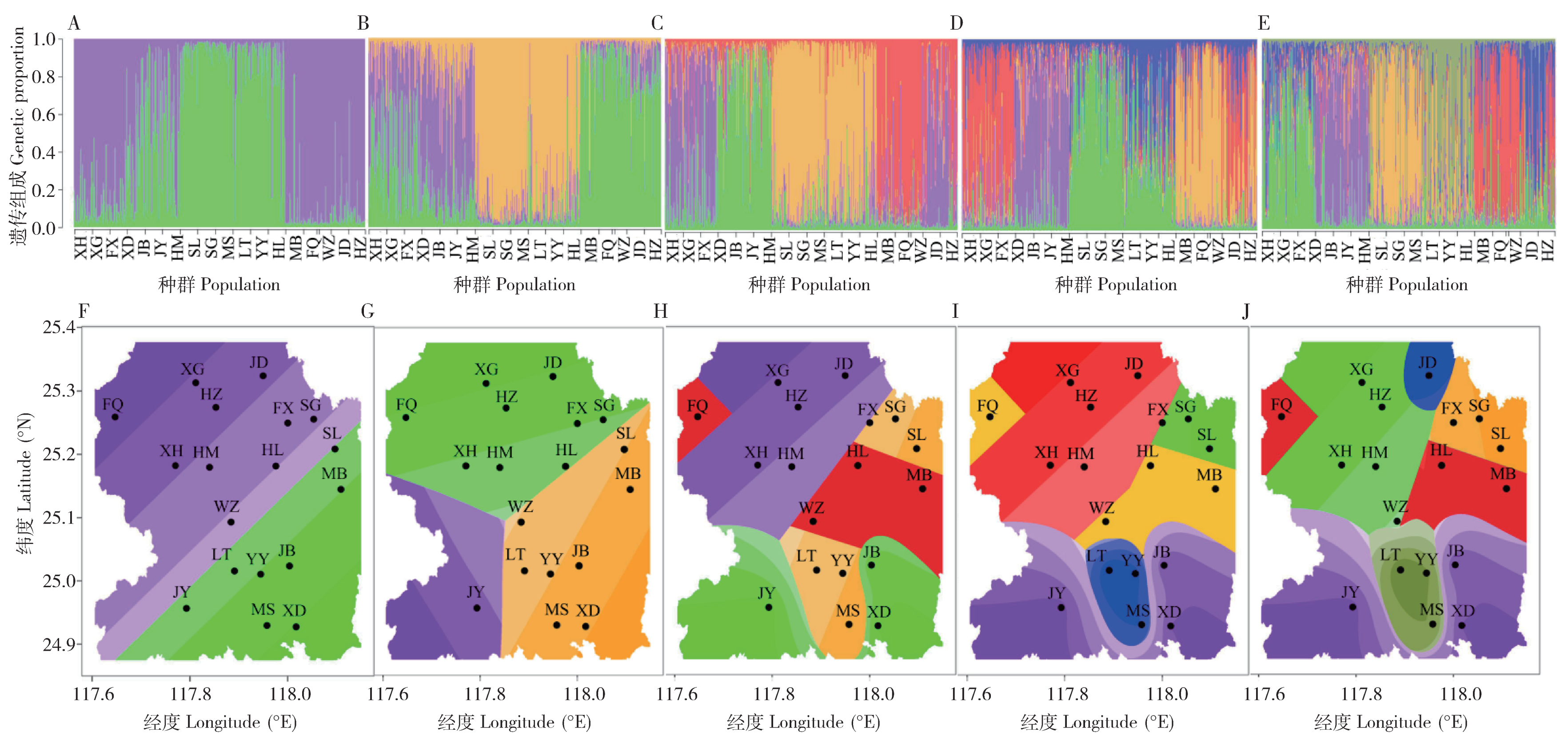


图 1　基于 STURCTURE 分析茶小绿叶蝉种群遗传结构

Fig. 1　Population genetic structure of *Empoasca onukii* based on analyses with the admixture model in STRUTURE

A, B, C, D, E: 种群遗传组成矩阵 Population ancestry admixture; F, G, H, I, J: 种群遗传分化的地理分布格局 Geographical distribution patterns of population genetic differentiation. STRUCTURE 软件推断的 $K=2$(A, F:), 3(B, G), 4(C, H), 5(D, I)和6(E, J)时的种群分类结果(用颜色区分不同类群分组)。Results of $K=2$ (A, F), 3 (B, G), 4 (C, H), 5 (D, I) and 6 (E, J) are presented with different colors representing different groups based on STRUCTURE analysis.

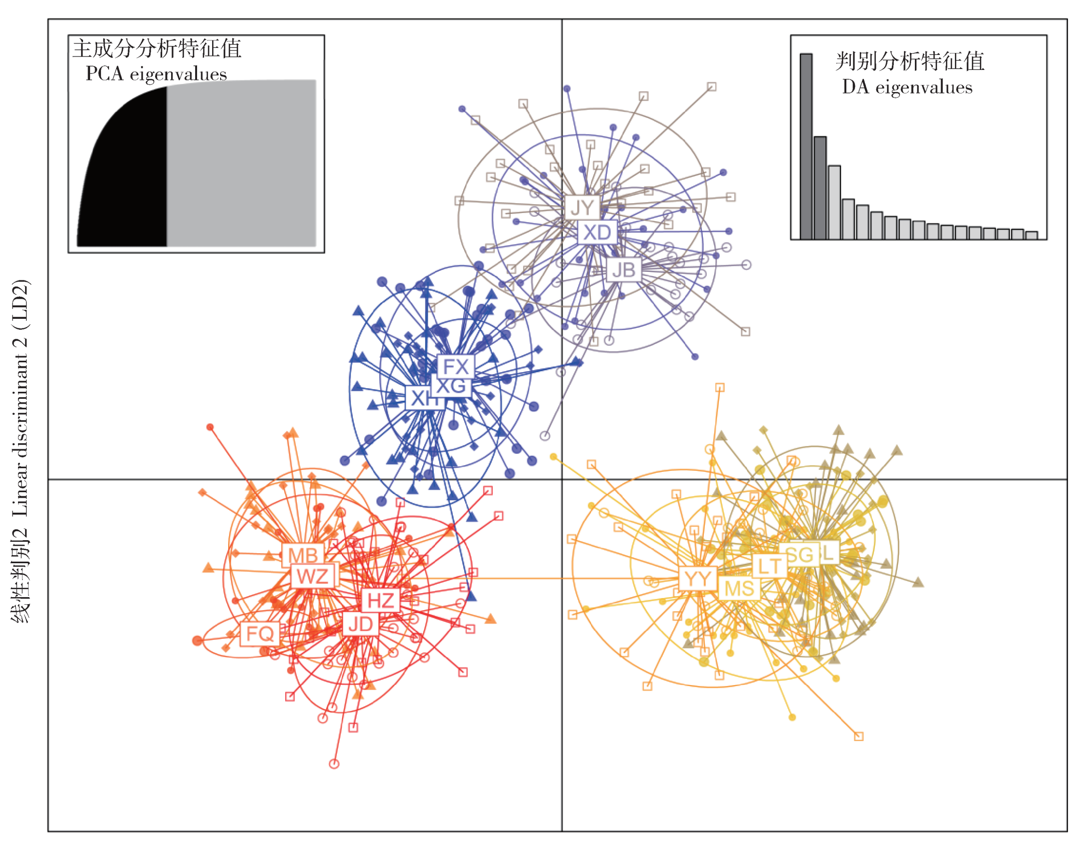


图 2　DAPC 分析茶小绿叶蝉种群的遗传关系

Fig. 2　Genetic correlation analysis of *Empoasca onukii* populations using DAPC

点代表每个分析个体，椭圆代表种群，椭圆中心点之间距离的大小代表种群亲缘关系的远近。Dots represent the study individuals, inertia ellipses represent the populations, and the distance between the center points of the ellipses represents the genetic distance between populations.

表 5　茶小绿叶蝉不同种群之间的 Nei 氏遗传距离（下三角）和 Provesti 氏遗传距离（上三角）值

Table 5　Nei's genetic distance (below diagonal) and Provesti's genetic distance (above diagonal) values among different populations of *Empoasca onukii*

种群 Populations	FX	MB	SL	SG	HL	XH	HM	WZ	HZ	XG	JD	FQ	JB	YY	LT	MS	XD	JY
FX		0.394	0.371	0.378	0.356	0.246	0.363	0.397	0.337	0.236	0.322	0.532	0.350	0.348	0.367	0.339	0.355	0.340
MB	0.300		0.526	0.491	0.258	0.387	0.459	0.296	0.358	0.367	0.368	0.448	0.393	0.422	0.449	0.436	0.398	0.405
SL	0.259	0.664		0.275	0.496	0.395	0.286	0.535	0.422	0.403	0.425	0.650	0.402	0.305	0.312	0.316	0.398	0.405
SG	0.298	0.614	0.091		0.447	0.392	0.243	0.509	0.407	0.386	0.421	0.640	0.372	0.286	0.310	0.302	0.435	0.421
HL	0.250	0.066	0.555	0.507		0.353	0.436	0.284	0.336	0.342	0.320	0.467	0.374	0.380	0.413	0.410	0.388	0.376
XH	0.059	0.323	0.279	0.319	0.245		0.367	0.373	0.300	0.265	0.327	0.533	0.374	0.349	0.369	0.345	0.340	0.357
HM	0.248	0.510	0.096	0.060	0.434	0.257		0.478	0.397	0.384	0.413	0.619	0.358	0.274	0.287	0.264	0.377	0.375
WZ	0.314	0.093	0.645	0.606	0.115	0.306	0.533		0.348	0.377	0.404	0.425	0.417	0.444	0.461	0.437	0.399	0.398
HZ	0.141	0.245	0.347	0.344	0.198	0.125	0.305	0.208		0.352	0.294	0.529	0.411	0.348	0.410	0.385	0.391	0.406
XG	0.045	0.282	0.285	0.307	0.238	0.072	0.265	0.304	0.169		0.354	0.549	0.362	0.342	0.371	0.355	0.351	0.364
JD	0.146	0.270	0.335	0.363	0.210	0.149	0.308	0.303	0.101	0.192		0.552	0.433	0.381	0.411	0.402	0.433	0.453
FQ	0.536	0.236	0.984	0.927	0.279	0.548	0.848	0.201	0.436	0.541	0.546		0.549	0.593	0.592	0.593	0.537	0.536
JB	0.202	0.265	0.282	0.253	0.223	0.227	0.221	0.295	0.281	0.187	0.378	0.484		0.340	0.351	0.362	0.261	0.241
YY	0.199	0.411	0.100	0.106	0.334	0.214	0.092	0.433	0.226	0.206	0.263	0.708	0.177		0.248	0.255	0.359	0.380
LT	0.230	0.445	0.114	0.141	0.367	0.249	0.100	0.459	0.304	0.243	0.316	0.727	0.217	0.070		0.207	0.387	0.378
MS	0.208	0.442	0.115	0.128	0.371	0.221	0.092	0.441	0.276	0.222	0.303	0.724	0.220	0.069	0.042		0.363	0.377
XD	0.206	0.279	0.372	0.318	0.222	0.191	0.278	0.297	0.271	0.179	0.381	0.468	0.072	0.239	0.290	0.278		0.248
JY	0.184	0.270	0.351	0.295	0.225	0.211	0.288	0.263	0.256	0.180	0.380	0.434	0.069	0.239	0.259	0.262	0.075	

表 6 茶小绿叶蝉不同种群之间的遗传分化指数值(下三角)及其统计检验值(上三角)

Table 6 Pairwise F_{ST} values (below diagonal) and their statistic *P* values (above diagonal) among different populations of *Empoasca onukii*

种群 Populations	FX	MB	SL	SG	HL	XH	HM	WZ	HZ	XG	JD	FQ	JB	YY	LT	MS	XD	JY
FX		0.000	0.000	0.000	0.000	0.126	0.000	0.000	0.000	0.613	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
MB	0.093		0.000	0.000	0.468	0.000	0.000	0.072	0.000	0.000	0.000	0.027	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
SL	0.089	0.171		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
SG	0.095	0.151	0.024		0.000	0.000	0.297	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
HL	0.077	0.008	0.147	0.128		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
XH	0.011	0.092	0.090	0.093	0.069		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
HM	0.080	0.132	0.026	0.009	0.113	0.076		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
WZ	0.096	0.016	0.168	0.149	0.025	0.086	0.136		0.000	0.000	0.000	0.243	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
HZ	0.043	0.068	0.105	0.096	0.053	0.033	0.085	0.055		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
XG	0.006	0.083	0.092	0.091	0.069	0.015	0.080	0.087	0.049		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
JD	0.047	0.080	0.106	0.106	0.061	0.044	0.091	0.088	0.026	0.060		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
FQ	0.149	0.046	0.222	0.201	0.060	0.139	0.191	0.036	0.107	0.140	0.141		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
JB	0.066	0.076	0.090	0.075	0.063	0.068	0.066	0.083	0.081	0.057	0.111	0.123		0.000	0.000	0.000	0.027	0.072
YY	0.062	0.107	0.027	0.025	0.087	0.061	0.019	0.110	0.061	0.059	0.076	0.160	0.049		0.054	0.036	0.000	0.000
LT	0.073	0.117	0.033	0.039	0.097	0.072	0.024	0.119	0.084	0.072	0.092	0.168	0.063	0.011		0.874	0.000	0.000
MS	0.069	0.120	0.034	0.035	0.101	0.067	0.021	0.119	0.079	0.068	0.091	0.175	0.067	0.012	0.002		0.000	0.000
XD	0.068	0.081	0.115	0.093	0.064	0.057	0.082	0.085	0.080	0.055	0.114	0.122	0.015	0.068	0.084	0.084		0.045
JY	0.059	0.078	0.108	0.087	0.064	0.063	0.085	0.075	0.075	0.054	0.113	0.113	0.013	0.068	0.075	0.079	0.016	

表 7 茶小绿叶蝉不同种群之间(上下三角)和种群内部个体之间(对角线)最近几代的基因流(*Nm*)值

Table 7 Gene flow (*Nm*) values over recent generations among different populations of *Empoasca onukii* (below and above diagonal) and among individuals (on diagonal) in each population

迁入种群 Recipient populations	迁出种群 Source populations																	
	FX	MB	SL	SG	HL	XH	HM	WZ	HZ	XG	JD	FQ	JB	YY	LT	MS	XD	JY
FX	0.790	0.007	0.007	0.007	0.007	0.126	0.007	0.007	0.007	0.127	0.007	0.007	0.009	0.007	0.007	0.007	0.008	0.011
MB	0.011	0.687	0.007	0.007	0.019	0.007	0.007	0.008	0.008	0.007	0.008	0.008	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007
SL	0.007	0.008	0.728	0.014	0.007	0.007	0.051	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.028	0.009	0.088	0.007	0.007
SG	0.007	0.008	0.059	0.680	0.007	0.007	0.014	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.027	0.010	0.087	0.007	0.007
HL	0.015	0.180	0.007	0.007	0.854	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.008	0.011	0.007	0.008	0.007	0.007
XH	0.048	0.009	0.007	0.007	0.009	0.715	0.007	0.007	0.007	0.055	0.007	0.007	0.008	0.007	0.007	0.007	0.007	0.008
HM	0.007	0.008	0.054	0.057	0.007	0.007	0.725	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.027	0.013	0.089	0.007	0.007
WZ	0.009	0.020	0.009	0.009	0.175	0.009	0.009	0.675	0.009	0.007	0.009	0.015	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007
HZ	0.088	0.011	0.007	0.007	0.067	0.035	0.007	0.007	0.677	0.007	0.011	0.014	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007
XG	0.054	0.009	0.007	0.007	0.010	0.049	0.007	0.009	0.041	0.723	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007
JD	0.097	0.010	0.007	0.007	0.052	0.038	0.007	0.007	0.007	0.044	0.674	0.014	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007
FQ	0.014	0.019	0.015	0.015	0.082	0.015	0.014	0.009	0.007	0.015	0.007	0.681	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007
JB	0.007	0.008	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.009	0.007	0.007	0.007	0.014	0.742	0.008	0.007	0.011	0.077	0.108
YY	0.015	0.008	0.014	0.013	0.008	0.009	0.024	0.009	0.007	0.010	0.007	0.014	0.007	0.699	0.035	0.033	0.007	0.007
LT	0.007	0.008	0.009	0.013	0.008	0.007	0.022	0.009	0.007	0.007	0.007	0.014	0.007	0.029	0.701	0.030	0.007	0.007
MS	0.011	0.008	0.012	0.013	0.011	0.008	0.021	0.009	0.007	0.009	0.008	0.014	0.008	0.123	0.139	0.799	0.007	0.008
XD	0.008	0.008	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.009	0.007	0.007	0.007	0.015	0.040	0.007	0.007	0.007	0.709	0.112
JY	0.007	0.008	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007	0.009	0.007	0.007	0.007	0.015	0.077	0.007	0.007	0.008	0.042	0.779

表 8 景观因子与茶小绿叶蝉种群遗传分化的 Simple Mantel 和 Partial Mantel 相关性分析结果

Table 8 Results of Simple Mantel and Partial Mantel tests among landscape factors and genetic differentiation of *Empoasca onukii* populations

变量 Variables	分析类型 Analysis	Provesti 氏遗传距离 Provesti's genetic distance		Nei 氏遗传距离 Nei's genetic distance		遗传分化指数 Pairwise F_{ST}	
		相关系数 r	P 值 P-value	相关系数 r	P 值 P-value	相关系数 r	P 值 P-value
geo	Simple Mantel	0.2938	0.0088 **	0.2015	0.0455 *	0.2052	0.0301 *
LCOV1	Partial Mantel	0.0019	0.9893	−0.0284	0.8401	−0.0297	0.8037
LCOV2	Partial Mantel	0.0066	0.9506	−0.0249	0.8703	−0.0280	0.8104
LCOV3	Partial Mantel	0.0003	0.9974	−0.0367	0.8537	−0.0395	0.7893
elevation	Partial Mantel	−0.1621	0.2139	−0.1234	0.3128	−0.1022	0.3562
500m_Tea plantation	Partial Mantel	0.2568	0.0126 *	0.1944	0.0404 *	0.2700	0.0096 **
500m_Cropland	Partial Mantel	0.2579	0.0102 *	0.1953	0.0426 *	0.2708	0.0089 **
500m_Grassland	Partial Mantel	0.2576	0.0101 *	0.1952	0.0403 *	0.2709	0.0111 *
500m_Woodland	Partial Mantel	0.2567	0.0110 *	0.1942	0.0422 *	0.2696	0.0093 **
1000m_Grassland	Partial Mantel	0.2576	0.0122 *	0.1953	0.0396 *	0.2709	0.0087 **
1500m_Woodland	Partial Mantel	0.2571	0.0084 **	0.1946	0.0376 *	0.2701	0.0100 *
2500m_Tea plantation	Partial Mantel	0.2576	0.0097 **	0.1952	0.0385 *	0.2708	0.0094 **
2500m_noveg	Partial Mantel	0.2576	0.0095 **	0.1953	0.0392 *	0.2709	0.0102 *
2500m_Cropland	Partial Mantel	0.2576	0.0117 *	0.1952	0.0367 *	0.2709	0.0118 *
2500m_Grassland	Partial Mantel	0.2576	0.0102 *	0.1953	0.0363 *	0.2709	0.0093 **
2500m_Woodland	Partial Mantel	0.2578	0.0121 *	0.1954	0.0401 *	0.2709	0.0099 **

* $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$. 变量所对应的具体信息见表 3。Details for variables are listed in Table 3.

距离矩阵多元回归分析表明，地理距离(geo)和采样点周围半径 1 000 m 范围内草地面积占比(1000m_Grassland)两个景观环境因子无论是组合在一起还是各自单独对茶小绿叶蝉种群 Provesti 氏遗传距离、Nei 氏遗传距离和遗传分化指数的影响都是显著的；这两个因子对 Provesti 氏遗传距离、Nei 氏遗传距离和遗传分化指数的解释比例有差异，决定系数 R^2 分别为 14.70%，7.72% 和 12.28%(表 9)。

表 9 距离矩阵多元回归分析相关的景观因子及其对茶小绿叶蝉种群遗传变异的解释比例

Table 9 Related landscape factors and their explanatory proportion to the genetic variation of *Empoasca onukii* populations by multiple regression on distance matrix analysis

响应变量 Response variables	模型 Model	解释变量 Explanatory variables	决定系数 R^2	回归系数 Regression coefficient β	F 检验 P 值 P-value in F-test
Provesti 氏遗传距离 Provesti's genetic distance	GD ~ geo + 1000m_Grassland		0.1470		0.0018 **
		geo		2.28E-06	0.0063 **
		1000m_Grassland		5.01E-03	0.0114 *
Nei 氏遗传距离 Nei's genetic distance	GD ~ geo + 1000m_Grassland		0.0772		0.0262 *
		geo		3.19E-06	0.0380 *
		1000m_Grassland		7.92E-03	0.0417 *
遗传分化指数 Pairwise F_{ST}	GD ~ geo + 1000m_Grassland		0.1228		0.0069 **
		geo		8.00E-07	0.0267 *
		1000m_Grassland		2.68E-03	0.0083 **

GD：Provesti 氏遗传距离或 Nei 氏遗传距离或遗传分化指数 Provesti's genetic distance or Nei's genetic distance or pairwise F_{ST}. 解释变量信息见表 3。Information for explanatory variables was shown in Table 3. * $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$.

一般线性模型分析显示，采样点周围半径 1 000 m 范围内草地面积占比和地理距离与茶小绿叶蝉种群 Provesti 氏遗传距离、Nei 氏遗传距离和遗传分化指数线性关系显著(图 3)，种群遗传距离随着地理距离的增加而显著变大($r=0.2015\sim0.2938$，$P=0.0002\sim0.0120$)(图 3：A，B，C)，也随着采样点

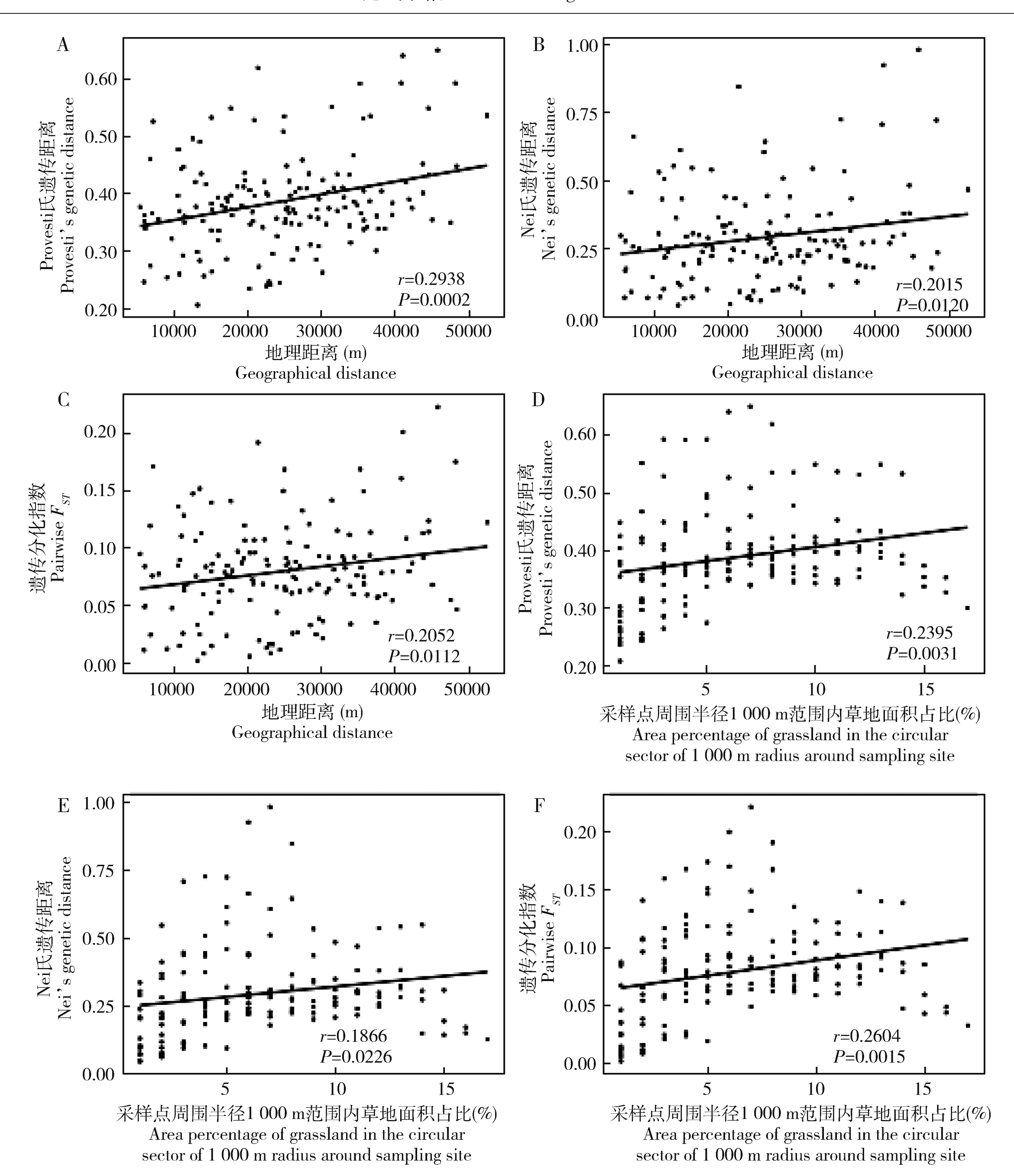


图 3　一般线性模型分析茶小绿叶蝉种群 Provesti 氏遗传距离(A, D)、Nei 氏遗传距离(B, E)和遗传分化指数(C, F)与地理距离和采样点周围半径 1 000 m 范围内草地面积占比的线性关系

Fig. 3　Linear correlation between Provesti's genetic distance (A, D), Nei's genetic distance (B, E) and pairwise F_{ST} (C, F) of *Empoasca onukii* populations and geographical distance and the area percentage of grassland in the circular sector of 1 000 m radius around sampling site based on generalized linear mixed model

周围半径 1 000 m 范围内草地面积占比的变大而显著变大(r = 0.1866 ~ 0.2604, P = 0.0015 ~ 0.0226)(图 3: D, E, F)。同时,采样点周围半径 1 000 m 范围内草地面积占比与茶小绿叶蝉种群 *He* 和 D_{IV}之间的线性关系也是显著的(图 4: A, C),茶小绿叶蝉种群遗传多样性水平随着采样点周围半径1 000 m 范围内草地面积占比的变大而变大(r = 0.4829 ~ 0.5222, P = 0.0267 ~ 0.0426)。

3　讨论

3.1　茶小绿叶蝉的自主扩散能力

本研究基于 23 对微卫星位点的基因型数据对福建省安溪县 18 个茶小绿叶蝉种群进行了分析,虽

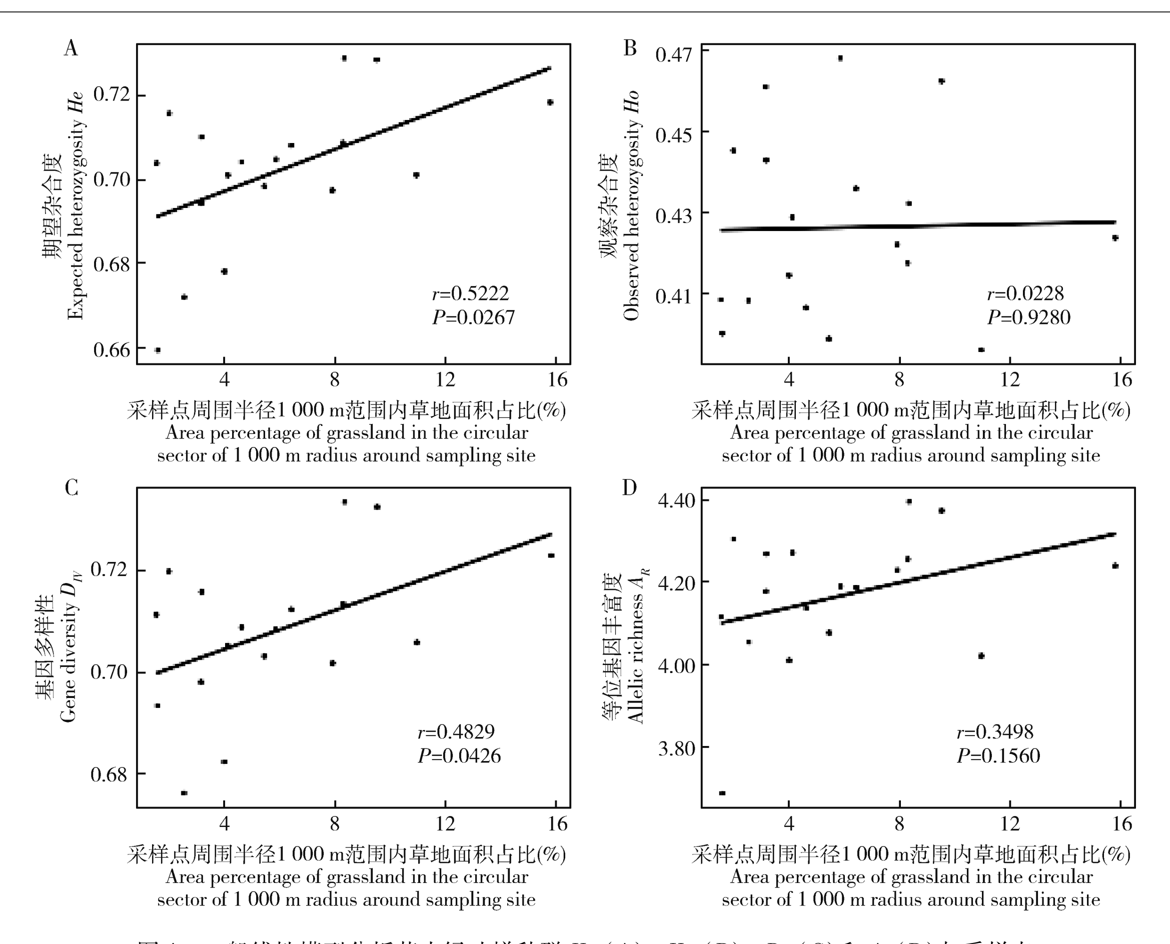


图 4　一般线性模型分析茶小绿叶蝉种群 *He*（A），*Ho*（B），D_{IV}（C）和 A_R（D）与采样点周围半径 1 000 m 内草地面积占比的线性关系

Fig. 4　Linear correlation between *He*（A），*Ho*（B），D_{IV}（C） and A_R（D） of *Empoasca onukii* populations and the area percentage of grassland in the circular sector of 1 000 m radius around sampling site based on generalized linear mixed model

He：期望杂合度 Expected heterozygosity；H_O：观察杂合度 Observed heterozygosity；D_{IV}：基因多样性 Gene diversity；A_R：等位基因丰富度 Allelic richness.

然是小尺度区域的研究，基于模型假设和不基于模型假设的分析结果显示研究区域内茶小绿叶蝉种群遗传分化结构明显，遗传距离和分化指数的分析显示大部分种群间的遗传分化达到了中等水平，多元回归模型和一般线性模型以及 Mantel 分析显示茶小绿叶蝉种群遗传分化与地理距离显著正相关，种群表现地理距离隔离格局，这些信息表明茶小绿叶蝉种群有明显的遗传分化格局。近期有其他研究者报道了基于微卫星数据分析茶小绿叶蝉在中国四大茶区明显的种群遗传结构和地理距离隔离格局（Zhang *et al*., 2019）。Lo 等（2019）基于微卫星标记发现澳大利亚 16 个桐椿 *Thaumastocoris peregrinus* 种群表现中等分化和地理距离隔离格局并据此推测桐椿的自主扩散能力有限；Cao 等（2019）对 15 个瓜蓟马 *Thrips palmi* 种群的微卫星基因型分析发现种群表现出显著的遗传分化和地理距离隔离格局，基于 BAYESASS 估算的种群间的现时基因流明显受限，推测种群间可能没有持续的扩散事件。凡是具有远距离和大范围扩散的迁飞性昆虫种群，往往不具有明显的遗传结构，异地种群间通常可以检测到明显的基因流。例如，迁飞性害虫小菜蛾 *Plutella xylostella* 种群的遗传分化不明显，具有明显的基因流格局（Wei *et al*., 2013, 2017）；而采自相同区域的菜蛾盘绒茧峰 *Cotesia vestalis* 的种群间却表现出很强的遗传分化水平（Wei *et al*., 2017），因此认为菜蛾盘绒茧峰可能不会跟随其寄主远距离迁飞。Zhang 等（2019）虽然未对基因流进行直接的估算与分析，但认为茶小绿叶蝉不同地理种群之间存在大量基因流。本研究基于 BAYESASS 对茶小绿叶蝉异地种群间的迁移率（基因流）进行了估算，BAYESASS 估算的迁移率（*m*）通常被认为是种群 5 代以内（< 5 代）的情况（Wilson and Rannala,

2003),鉴于茶小绿叶蝉种群在中国茶区每年发生9～16代(Fu *et al*., 2014),本研究估算的基因流可以反映茶小绿叶蝉种群“当代”(不到一年)的迁移扩散事件,也即帮助我们推测茶小绿叶蝉种群的扩散过程和迁移能力。BAYESASS 分析显示其研究区域内茶小绿叶蝉种群间的当代基因交流受限,其现时基因流往往仅限于种群内部个体之间,表明小尺度区域范围内茶小绿叶蝉异地种群间可能缺乏自主的扩散和交流过程。根据以上信息,我们推测茶小绿叶蝉很可能不具有远距离迁飞的习性,自主扩散的能力有限。周宁宁(2014)和陈世春等(2015)分别基于线粒体 COI 和 16S rRNA 基因序列对假眼小绿叶蝉 *Empoasca vitis* 地理种群的分析也都认为茶小绿叶蝉可能是一类扩散能力有限的害虫。

尽管茶小绿叶蝉的自主扩散能力有限,人类活动对茶小绿叶蝉种群的影响是不可忽视的,其中最主要的是茶苗在异地间的调运和移植过程可能可以为茶小绿叶蝉种群实现跨地区扩散和远距离传播创造很好的条件和机会。在过去几十年中,随着无性繁殖技术在茶树上的运用和发展,由于其相对于茶籽播种来说更加快速高效,越来越多新茶园的建立选择从异地调运茶苗,这为茶小绿叶蝉种群实现跨地区扩散和远距离传播创造了很好的条件和机会。茶小绿叶蝉种群具有跟随寄主茶苗实现跨地区扩散和远距离传播的能力,茶小绿叶蝉通常将卵产入茶枝嫩梢或叶梢组织中,其成虫和若虫也很小(Shi *et al*., 2015),又具有久坐不动和大部分时间均栖息在叶背或嫩梢上吸食汁液为害的习性(边磊等, 2014)。在种植者没有更多农事操作和育苗知识的情况下,茶苗很可能受到茶小绿叶蝉侵染,并使其跟随茶苗异地调运而实现远距离传播和异地扩散。因此,新建茶园仍要关注茶小绿叶蝉侵染和危害的问题。随着未来新茶园的发展和旧茶园的替换,茶苗和茶树在异地间的调运应进行严格的检查以防止茶小绿叶蝉种群在更大区域范围内的扩散和传播。同时,相比于扦插等无性繁殖技术,组培和茶籽播种可以繁育出不带虫卵的茶苗,结合将这些“无虫”苗木在温室中培育的措施可以帮助减少潜在的茶小绿叶蝉侵染的风险,并避免更大范围的传播和扩散。

虽然人类活动影响不可忽视也不可控,但茶树是多年生作物,一经种植可以多年保持,因此在已经建立的成熟茶园中,生态系统相对于其他作物系统更稳定,人类活动对茶小绿叶蝉的助迁作用和机会会大大减少。因此研究中我们选择其中茶树具有一定树龄的茶园采集样本以避免近期茶苗移植对分析的影响,同时选用微卫星分子标记和 BAYESASS 分析种群遗传信息。一般认为高度可变的位点,如微卫星分子标记适合于研究和反映生物种群短期的小尺度区域的遗传结构和基因流(Wang, 2010, 2011)。而基于频率分配检测的方法 BAYESASS 被广泛用于估算当前或以前几代的迁移率来推断最近的基因流动。由此研究中分析的当代种群遗传分化结构和基因流空间格局主要反映茶小绿叶蝉种群的自主扩散或迁飞能力信息,而可能与茶苗异地调运过程关系较少。

3.2 茶园周边景观格局对茶小绿叶蝉种群遗传结构的影响

本研究中,研究区域内茶小绿叶蝉种群大体上分为东部、西北部和南部种群的格局,结合茶园周边景观格局分析结果和采样观察记录以及相关文献记录(税伟等, 2017),位于南部的 JB, LT 和 YY 等种群所在乡镇,主要采用单一化和集约化的种植模式,在茶园周围少见自然和半自然生境或其他作物田;位于西北部的 FQ 和 XG 等种群所在乡镇,茶园大都分布于高海拔的山坡上,周围经常会有大量森林等自然和半自然生境分布。而位于东部的 FX, SG, HL, SL 和 MB 等种群所在的乡镇,种植模式则会更多样化,茶园周围经常会有更多居民点和其他作物田的分布。根据这些信息,我们推测周边景观格局不同的茶园中的茶小绿叶蝉种群遗传结构和基因交流模式可能存在差异。

借助于景观遗传学的原理和方法,使用 Mantel 相关性分析、距离矩阵多元回归模型 MRM 和一般线性模型 GLMM 定量化解析了地理距离、海拔、样点周围不同尺度范围的景观组成因子以及景观结构与茶小绿叶蝉种群遗传变异的相关性。结果显示地理距离(geo)和采样点周围半径 1 000 m 范围内草地面积占比(1000m_Grassland)是与研究区域内茶小绿叶蝉种群遗传分化显著相关的因子,茶小绿叶蝉种群遗传分化水平随着采样点间地理距离的变大而变大,也随着采样点间周围草地面积差异值的变大而显著变大,与周围草地面积较小的茶园相比,有较多草地分布的茶园中的茶小绿叶蝉种群表现出较高的遗传多样性水平。类似地,Dong 等(2018)的研究发现棉蚜 *Aphis gossypii* 的遗传多样性水平与 1 000 m和 2 000 m 范围内的草地面积比例呈显著正相关。已有的大量景观生态学研究表明一些生境(special habitat)或土地利用类型(land cover)会影

响昆虫的定殖过程(Dong *et al*., 2015; Angelella *et al*., 2016)。因此,景观组成会影响昆虫种群的建立和扩张过程,进而也可能影响其种群的遗传结构和分化(Dong *et al*., 2018),特别是对于这类自主扩散能力有限的昆虫来说,景观组成的影响作用可能会更明显。

本研究中的土地利用类型空间分布格局可以简单反映茶小绿叶蝉的栖境和寄主植物以及不适宜生境的分布。已有的研究还不能排除茶小绿叶蝉会在杂草上越冬、过渡和繁殖的可能性(陈李林等, 2019; Chen *et al*., 2019)。杂草地对茶小绿叶蝉种群的遗传多样性具有积极作用,可能一方面茶小绿叶蝉种群在茶园受到农事操作(如茶枝修剪和农药喷洒等)干扰时移动到杂草地过渡,干扰解除后再从杂草地移回茶园栖息地,景观组成可能通过这样的方式影响其种群的建立、定殖过程,进而影响其遗传结构和分化;另一方面,杂草地生境本身也可能提供丰富的叶蝉资源,寄主和替代寄主分布通过选择和繁殖影响茶小绿叶蝉种群的遗传结构和分化。相比于杂草地,森林生境包含更多的多年生乔木树种,这些高大的树种可能大多数都不能成为茶小绿叶蝉合适的寄主植物,而且随着森林面积的增加,适合于茶小绿叶蝉种群栖息的茶园面积减少,同时也不能排除森林生境中的高大树种会阻断茶小绿叶蝉种群间的交流、扩散和连续性的可能性。因此,在周围有更多森林生境分布的样点中的种群如 FQ 和 XG 等,叶蝉种群表现较低遗传多样性水平,一般线性模型的分析也显示叶蝉种群遗传多样性水平与茶园周围的森林生境面积呈负相关(数据未展示)。赵紫华等(2010)报道与麦田相邻的自然和半自然生境栖境可有效地延缓麦蚜种群迁入作物田的时间并减少扩散传播事件。从本研究的结果来看,不同的自然生境类型对害虫种群的影响作用有差异。就茶小绿叶蝉而言,茶园周围的杂草地生境对其种群建立、过渡和扩张可能是有利的,因此清除杂草可能是茶小绿叶蝉可持续治理策略很重要的一项内容。当然,非作物生境通常也被认为可能栖息着大量可作为生物防治资源的天敌物种(Tscharntke *et al*., 2012; Gurr *et al*., 2016),茶小绿叶蝉有两种主要的卵寄生蜂叶蝉三棒缨小蜂 *Stethynium empoascae* 和微小裂骨缨小蜂 *Schizophragma parvulas* 在田间的寄生率超过 30%,被认为是茶小绿叶蝉可持续控制的重要天敌(李慧玲和林乃铨, 2008; 毛迎新等, 2008),那么杂草地生境对这两种寄生蜂是否有益? 如果有益,那杂草地生境对茶小绿叶蝉种群的促进作用和在保育天敌资源以更好发挥防控效能作用间的比较和权衡也是一个值得探讨的复杂问题。

此外,景观尺度可能也对茶小绿叶蝉种群的扩散和定殖有一定的影响,本研究在 5 个空间尺度(景观半径 0.5 ~ 2.5 km 不等)上研究了景观组成因子对茶小绿叶蝉种群遗传多样性和变异的影响,结果显示茶园周围 1 000 m 半径内的草地面积解释了茶小绿叶蝉种群遗传多样性和变异的最大比例。尽管当前我们对茶小绿叶蝉种群的移动特性还了解得不多,但茶园周围 1 000 m 半径这个尺度范围的景观可能包含了茶小绿叶蝉种群的生态邻域(ecological neighborhood)(Dong *et al*., 2018),其中可能包含或者满足了其可以或需要利用的生境尺度。

综合以上信息来看,关于小尺度区域范围内茶小绿叶蝉景观遗传学的研究可能有助于增进对茶小绿叶蝉定殖及其相应空间尺度和相关景观格局的理解。但是,生物种群遗传变异是一个复杂的过程,微卫星分子标记(SSR)的统计功效也还比较有限,研究工作还比较初步,16 个空间因子之外,可能还有其他相关的影响因子没有被检测或识别到。未来的工作可以考虑对茶小绿叶蝉种群及其相关天敌昆虫种群在茶园景观中的生态学过程进行更多的观察和研究,如检查可能充当茶小绿叶蝉替代寄主的植物物种、测量从茶园栖境迁出和从过渡栖境迁回茶园的最近(远)距离等等,以进一步确认茶园周边景观格局对茶小绿叶蝉种群建立、定殖、扩张的影响。

参考文献(References)

Angelella GM, Holland JD, Kaplan I, 2016. Landscape composition is more important than local management for crop virus-insect vector interactions. *Agric. Ecosyst. Environ*., 233: 253 - 261.

Bian L, Sun XL, Chen ZM, 2014. Studies on daily flight activity and adult flight capacity of *Empoasca vitis* Göthe. *J. Tea Sci*., 34(3): 248 - 252. [边磊, 孙晓玲, 陈宗懋, 2014. 假眼小绿叶蝉的日飞行活动性及成虫飞行能力的研究. 茶叶科学, 34(3): 248 - 252]

Cao LJ, Gao YF, Gong YJ, Chen JC, Chen M, Hoffmann A, Wei SJ, 2019. Population analysis reveals genetic structure of an invasive agricultural thrips pest related to invasion of greenhouses and suitable climatic space. *Evol. Appl*., 12(10): 1868 - 1880.

Chen LL, Chen P, Wang Y, Ma X, Lin JK, Zhao ZH, 2019. Cover crops mediate abundance and egg density of tea green leafhopper (Hemiptera: Cicadellidae) in a tea plantation. *J. Plant Prot*., 46(5): 989 - 996. [陈李林, 陈平, 王优, 马旭, 林金科, 赵紫

华, 2019. 茶园间作功能植物对茶小绿叶蝉的调控作用. 植物保护学报, 46(5): 989 – 996]

Chen LL, Yuan P, Pozsgai G, Chen P, Zhu HP, You MS, 2019. The impact of cover crops on the predatory mite *Anystis baccarum* (Acari, Anystidae) and the leafhopper pest *Empoasca onukii* (Hemiptera, Cicadellidae) in a tea plantation. *Pest Manag. Sci.*, 75(12): 3371 – 3380.

Chen SC, Wang XQ, Peng P, Hu X, Duan XF, Lin Q, 2015. Genetic differentiation of *Empoasca vitis* (Göthe) (Hemiptera: Cicadellidae) among eleven populations based on 16S rRNA sequence. *Southwest China J. Agric. Sci.*, 28(2): 584 – 590. [陈世春, 王晓庆, 彭萍, 胡翔, 段小凤, 林强, 2015. 基于 16S rRNA 基因序列的 11 个假眼小绿叶蝉地理种群遗传分化研究. 西南农业学报, 28(2): 584 – 590.

Chen ZM, 1979. Composition and succession of insect pests and disease in tea plantation. *China Tea*, 1(1): 6 – 8. [陈宗懋, 1979. 茶园病虫区系的构成和演替. 中国茶叶, 1(1): 6 – 8]

Demichelis S, Manino A, Sartor C, Cifuentes D, Patetta A, 2010. Specific identification of some female *Empoascini* (Hemiptera: Cicadellidae), using morphological characters of the ovipositor and isozyme and mtCOI sequence analyses. *Can. Entomol.*, 142(6): 513 – 531.

Dong Z, Li Y, Zhang Z, 2018. Genetic diversity of melon aphids *Aphis gossypii* associated with landscape features. *Ecol. Evol.*, 8(12): 6308 – 6316.

Dong Z, Ouyang F, Lu F, Ge F, 2015. Shelterbelts in agricultural landscapes enhance ladybeetle abundance in spillover from cropland to adjacent habitats. *BioControl*, 60(3): 351 – 361.

Excoffier L, Lischer HE, 2010. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecol. Resour.*, 10(3): 564 – 567.

Fu JY, Han BY, Xiao Q, 2014. Mitochondrial *COI* and 16sRNA evidence for a single species hypothesis of *E. vitis*, *J. formosana* and *E. onukii* in East Asia. *PLoS ONE*, 9(12): e115259.

Goslee SC, Urban DL, 2007. The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *J. Stat. Softw.*, 22(7): 1 – 19.

Goudet J, 2001. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices. Available at: http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm.

Gurr GM, Wratten SD, Landis DA, You MS, 2016. Habitat management to suppress pest populations: progress and prospects. *Annu. Rev. Entomol.*, 62: 91 – 109.

Hijmans RJ, van Etten J, 2016. Raster: geographic data analysis and modeling. Available at: https://cran.r-project.org/web/packages/raster/index.html.

Hijmans RJ, Williams E, Vennes C, 2017. Geosphere: spherical trigonometry. Available at: https://cran.r-project.org/web/packages/geosphere/index.html.

Jombart T, 2008. *adegenet*: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics*, 24(1): 1403 – 1405.

Jombart T, Devillard S, Balloux F, 2010. Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genet.*, 11(1): 94.

Li HL, Lin NQ, 2008. Studies on the biology of the egg parasitoids of tea leafhopper, *Empoasca vitis* (Göthe). *J. Tea Sci.*, 28(6): 407 – 413. [李慧玲, 林乃铨, 2008. 假眼小绿叶蝉卵缨小蜂的生物学特性研究. 茶叶科学, 28(6): 407 – 413]

Li L, 2012. Study on Genetic Diversity of *Empoasca vitis* (Göthe) Based on Mitochondrial Genes. MSc Thesis, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing. [李乐, 2012. 基于线粒体基因的假眼小绿叶蝉遗传多样性研究. 北京: 中国农业科学院硕士学位论文]

Li Q, Chen XX, Han BY, 2016. Bioinformatic analysis of microsatellites in the tea green leafhopper, *Empoasca vitis* (Hemiptera: Cicadellidae). *Acta Entomol. Sin.*, 59(4): 421 – 426. [李倩, 陈学新, 韩宝瑜, 2016. 假眼小绿叶蝉微卫星位点的生物信息学分析. 昆虫学报, 59(4): 421 – 426]

Liu JH, Sun CY, Long J, Guo JJ, 2017. Complete mitogenome of tea green leafhopper, *Empoasca onukii* (Hemiptera: Cicadellidae) from Anshun, Guizhou Province in China. *Mitoch. DNA Part B*, 2(2): 808 – 809.

Lo N, Montagu A, Noack A, Nahrung H, Wei H, Eldridge M, Gray KA, Rose HA, Cassis G, Johnson RN, 2019. Population genetics of the Australian eucalypt pest *Thaumastocoris peregrinus*: evidence for a recent invasion of Sydney. *J. Pest Sci.*, 92(1): 201 – 212.

Mao YX, Zou W, Ma XH, Gao MQ, Lin NQ, 2008. The egg parasitoids of the small green leafhopper, *Empoasca vitis*, and their population dynamics. *Chin. Bull. Entomol.*, 45(3): 472 – 474. [毛迎新, 邹武, 马新华, 高明清, 林乃铨, 2008. 假眼小绿叶蝉卵的寄生蜂种类及种群动态. 昆虫知识, 45(3): 472 – 474]

Nei M, 1972. Genetic distance between populations. *Am. Nat.*, 106(949): 283 – 292.

Nei M, 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89(3): 583 – 590.

Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P, 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2): 945 – 959.

Qin D, Zhang L, Xiao Q, Dietrich C, Matsumura M, 2015. Clarification of the identity of the tea green leafhopper based on morphological comparison between Chinese and Japanese specimens. *PLoS ONE*, 10(9): e0139202.

R Core Team, 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Available at: https://www.R-project.org.

Shi LQ, Zeng ZH, Huang HS, Zhou YM, Vasseur L, You MS, 2015. Identification of *Empoasca onukii* (Hemiptera: Cicadellidae) and monitoring of its populations in the tea plantations of south China. *J. Econ. Entomol.*, 108(3): 1025 – 1033.

Shui W, Du Y, Chen YP, Jian XM, Fan BX, 2017. Spatial patterns and influence factors of specialization in tea cultivation based on geographically weighted regression model: a case study of Anxi County of Fujian Province. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 28(4): 1298 – 1308. [税伟, 杜勇, 陈毅萍, 简小枚, 范冰雄, 2017. 基于地理加权回归的茶叶种植专业化空间格局及影响因素——以福建省

安溪县为例. 应用生态学报, 28(4): 1298 - 1308]

Storfer A, Murphy MA, Evans JS, Goldberg CS, Robinson S, Spear SF, Dezzani R, Delmelle E, Vierling L, Waits LP, 2007. Putting the 'landscape' in landscape genetics. *Heredity*, 98(3): 128 - 142.

Tscharntke T, Tylianakis JM, Rand TA, Didham RK, Fahrig L, Batary P, Westphal C, 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - Eight hypotheses. *Biol. Rev.*, 87(3): 661 - 685.

Van Oosterhout C, Hutchinson WF, Wills DP, Shipley P, 2004. Micro-Checker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Mol. Ecol. Notes*, 4(3): 535 - 538.

Wang IJ, 2010. Recognizing the temporal distinctions between landscape genetics and phylogeography. *Mol. Ecol.*, 19(13): 2605 - 2608.

Wang IJ, 2011. Choosing appropriate genetic markers and analytical methods for testing landscape genetic hypotheses. *Mol. Ecol.*, 20(12): 2480 - 2482.

Wang IJ, 2013. Examining the full effects of landscape heterogeneity on spatial genetic variation: a multiple matrix regression approach for quantifying geographic and ecological isolation. *Evolution*, 67(12): 3403 - 3411.

Wei SJ, Shi BC, Gong YJ, Jin GH, Chen XX, Meng XF, 2013. Genetic structure and demographic history reveal migration of the diamondback moth *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) from the southern to northern regions of China. *PLoS ONE*, 8(4): e59654.

Wei SJ, Zhou Y, Fan XL, Hoffmann AA, Cao LJ, Chen XX, Xu ZF, 2017. Different genetic structures revealed resident populations of a specialist parasitoid wasp in contrast to its migratory host. *Ecol. Evol.*, 7(14): 5400 - 5409.

Wilson GA, Rannala B, 2003. Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes. *Genetics*, 163(3): 1177 - 1191.

Wright S, 1978. Evolution and the Genetics of Populations Variability within and among Natural Populations. Vol. 1. University of Chicago Press, Chicago.

Zhang L, Dietrich CH, Qin DZ, 2016. Microsatellite markers from tea green leafhopper *Empoasca onukii*: a powerful tool for studying genetic structure in tea plantations. *BMC Genet.*, 17(1): 112.

Zhang L, Wang FP, Qiao L, Dietrich CH, Matsumura M, Qin DZ, 2019. Population structure and genetic differentiation of tea green leafhopper, *Empoasca* (*Matsumurasca*) *onukii*, in China based on microsatellite markers. *Sci. Rep.*, 9(1): 1202.

Zhao ZH, Shi Y, He DH, Hang J, Zhao YS, Wang Y, 2010. Population dynamics of wheat aphids in different agricultural landscapes. *Acta Ecol. Sin.*, 30(23): 6380 - 6388. [赵紫华, 石云, 贺达汉, 杭佳, 赵映书, 王颖, 2010. 不同农业景观结构对麦蚜种群动态的影响. 生态学报, 30(23): 6380 - 6388]

Zhou NN, 2014. Study on Genetic Variation of Geographic Population of *Empoasca vitis* (Göthe) in Tea Plantation Based on the Mitochondrial *CO* Ⅰ and *CO* Ⅱ Genes. MSc Thesis, China Jiliang University, Hangzhou. [周宁宁, 2014. 基于线粒体 *CO* Ⅰ 和 *CO* Ⅱ 基因的茶园假眼小绿叶蝉地理种群的遗传分化研究. 杭州: 中国计量学院硕士学位论文]

（责任编辑：马丽萍）